

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

E 2079/1974

Hydractinia echinata (Hydrozoa)
Organisation des Stockes
Nahrungsaufnahme

Mit 1 Abbildung

GÖTTINGEN 1974

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Hydractinia echinata (Hydrozoa)
Organisation des Stockes
Nahrungsaufnahme

W. A. MÜLLER, Braunschweig

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Drei Eigentümlichkeiten machen das marine, stockbildende Hydrozoon *Hydractinia echinata* (Hydroidea, Athecata, Bougainvilliidae) zu einem bemerkenswerten Studienobjekt: 1. die fakultative Symbiose mit Einsiedlerkrebsen, 2. der Polymorphismus und 3. sein sexueller Fortpflanzungsmodus, der es — beim Fehlen einer Medusengeneration — erlaubt, den ganzen Entwicklungszyklus im Labor in Gang zu bringen und aufrechtzuerhalten (Angaben zur Gewinnung von Eiern und Larven: MÜLLER [7]; zur Auslösung der Metamorphose: MÜLLER [7], [9], MÜLLER und BUCHAL [10]; zur Kultur von Stöcken: HAUENSCHILD [2]).

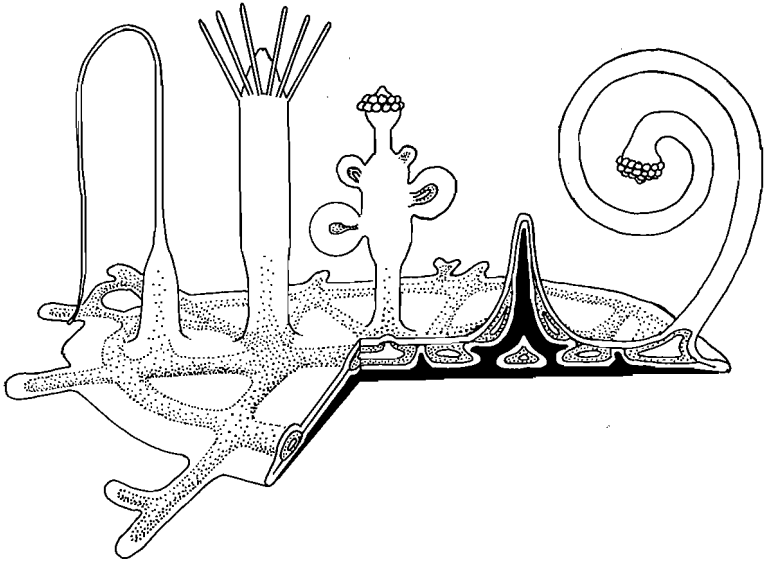
Vorliegender Film befaßt sich vornehmlich mit dem Polymorphismus. Die Symbiose trägt hier insofern einen Aspekt bei, als eine der gezeigten Polypenformen, das Spiralzooïd, von der Kolonie nur im Kontakt zum Krebs hervorgebracht wird. Embryogenese und Metamorphose werden in einer gesonderten Filmdokumentation (MÜLLER [12]) gezeigt.

Viele sessile Tiere neigen zur Koloniebildung. Diese morphogenetische Tendenz findet ihren Höhepunkt in Formen, bei denen die Mitglieder der Kolonie im Zuge einer Arbeitsteilung eine interpersonale Differenzierung erfahren und die so entstandenen verschieden gestalteten Personen den funktionellen Stellenwert von Organen gewinnen.

Dies ist bei *Hydractinia echinata* geschehen, einem in den Küstenstreifen des nördlichen Atlantik und der Nordsee (einschließlich der deutschen Bucht) recht häufigen Hydrozoon, das zumeist von Einsiedler-Krebsen bewohnte Schneckenschalen bewächst, aber auch auf anderem Substrat gefunden werden kann. Die Kolonie kann vier Polypentypen hervor-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 11

bringen (MÜLLER [6]): 1. Nährpolypen (Gastrozooid), 2. Geschlechts-
 polypen (Gonozooide, Blastostyle), 3. Tentakelpolypen (Tentaculozooid,
 Tentakularfilamente) und 4. Wehrpolypen (Spiralzooid, Dactylozooid).
 Gastrozooid besitzen einen Wirtel von Fangtentakel. Bei den Gonozoo-
 zoiden ist das Hypostom verkleinert; die Tentakel sind zu kleinen, mit
 Cnidocyten dichtbeladenen Tuberkeln reduziert. Das Hypostom produ-



Morphologie der Hydranthen und der Hydrorhiza. Schema. Hydranthen von
 links nach rechts: Tentaculozooid, Gastrozooid, Gonozooid, Spiralzooid.
 Struktur der Hydrorhiza: hell: Ektoderm; punktiert: Entoderm; schwarz:
 Periderm. Zwischen Gonozooid und Spiralzooid ein Stachel

ziert ein Morphogen, das die spezifischen Differenzierungsmerkmale dieses
 Polypentyps determiniert und Nährpolypen in Geschlechtspolypen trans-
 formieren kann (MÜLLER [6], [8]). Die Gonozooide sprossen — als Relikte
 der Medusengeneration — sessil bleibende Gonophore, in denen die
 Geschlechtsprodukte heranreifen. Die Stöcke sind getrenntgeschlechtlich
 und entlassen Eier wie Sperma ins freie Wasser. Modifikationsformen der
 Gonozooide sind die Spiralzooid. Sie können sich nur dort ausbilden,
 wo die Kolonie der mechanischen Reizung durch den Krebs ausgesetzt
 ist (CAZAUX [1]; MÜLLER [5]). Zumeist umstehen sie den Mündungsrand
 des Gehäuses. Ihre Köpfchen sind strukturell den Hypostomen der
 Geschlechtspolypen gleich. Ihr langer, schlauchförmiger Körper ist in

Ruhelage spiralig aufgerollt. Bei Reizung entrollt sich die Spirale, und das Köpfchen schlägt in Richtung Schalenmündung. Tentaculozooide sind mundlose, an ihrem Apikalpol zu einem langen Angelfaden ausgezogene, rudimentäre Polypen. Sie zählen nicht zum Normalinventar, sondern sind Gelegenheitsbildungen, die an der Peripherie der Kolonie auftreten können.

Die Polypen (= Hydranthen) entspringen einer gemeinsamen, auf dem Substrat haftenden, flächigen Hydorrhiza, die aus einer zentralen, geschlossenen Stolonenplatte und peripheren, von dieser Platte ausstrahlenden Stolonen besteht. Der aus der Planularlarve im Zuge einer Metamorphose hervorgegangene primäre Nährpolyp läßt zunächst schlauchförmige, freie Stolone aussprossen, die bald durch Anastomosenbildung ein dichtes Netz und alsdann eine geschlossene Platte aufbauen, bestehend aus einem oberen und einem unteren Ektodermepithel und dazwischen eingebetteten Entodermkanälen. Sie erhält durch Ausscheiden einer chitinösen Peridermsubstanz ein Skelet und einen komplexen, mehrschichtigen Aufbau. Wildstöcke, nicht aber Laborkulturen, entwickeln als Emergenzen der Stolonenplatte harte Stacheln (Artnamen!). In ihrer Gesamtheit bilden die Stacheln einen Speerwall, hinter den sich die Polypen zurückziehen können. Nur die zentrale Platte hat die Potenz, Geschlechts- und Wehrpolypen zu knospen. Auf freien Stolonen treten nur Nährpolypenknospen auf.

Alle Polypen haben ihre individuelle Lebensfähigkeit eingebüßt. Sie haben nurmehr „Organwert“ und sind zu integrativen Komponenten eines überpersonalen „Individuums höherer Ordnung“, d. i. des Stockes, geworden. Arbeitsteilung und Verlust der funktionellen Individualität sind möglich geworden dank zweier Kommunikationssysteme, durch die die Stockmitglieder miteinander verbunden sind.

Das erste Kommunikationssystem dient der Stoffverteilung und wird durch die Entodermkanäle repräsentiert, welche die Hydorrhiza durchziehen. Sie ermöglichen ein Nahrungs-Verbundsystem. Gonozooide, Spirälzooide und Tentaculozooide werden von den Nährpolypen mit vorverdauter Nahrung versorgt. Der Transport wird durch Cilien und peristaltische Kontraktionszyklen der Polypen und der Entodermkanäle bewerkstelligt. Die Pulsationen der Hydranthen und der Stolone werden augenscheinlich von zwei verschiedenen Schrittmachersystemen gesteuert, denn die Pulsationsrhythmen der Polypen und der Stolone zeigen nicht immer konstante Phasenbezüge.

Das zweite Kommunikationssystem dient der Erregungsleitung. Es ermöglicht ein koordiniertes Verhalten der Polypen beim Nahrungserwerb und bei Schutzreaktionen. JOSEPHSON [3] kam bei *Hydractinia* zwei Leitungssystemen auf die Spur, einem lokalen System, das über ein begrenztes Feld eine koordinierte Bewegungsaktivität der Polypen vermittelt, und einem Durchleitesystem, das bei starker Reizung aktiviert

wird und alle Polypen gemäß der Alles-oder-Nichts-Regel zur Kontraktion veranlaßt. STOKES (zitiert bei MACKIE [4], sowie STOKES [11]) registrierte die elektrischen Aktivitäten beider Systeme. Das lokale System leitet mit 4,8 cm/s und ist vermutlich neuronaler Art. Das Durchleitesystem leitet mit 12 cm/s und ist vermutlich epithelialer Art, d.h. die Impulsleitung erfolgt durch Epithelzellen über Kontakte niederen elektrischen Widerstandes.

Beide Systeme, lokales System und durchleitendes System, haben nach STOKES [11] Bedeutung für das Verhalten der Spiralzooide. Bei schwacher, das lokale System aktivierender mechanischer oder elektrischer Reizung zieht sich die Spirale enger zusammen. Reizstärken über der Schwelle des Durchleitesystems lösen die Abwehrreaktionen aus: Die Spirale entrollt sich plötzlich. Entsprechend kann das Ausschlagen der Spiralzooide, das sich auf einen punktuellen Reiz hin 2—3mal wiederholen kann, an beliebiger Stelle der Hydrorhiza ausgelöst werden. Die Bewegungen der Spiralzooide sollen dem Krebs dienlich sein, indem sie das Eindringen von Feinden erschweren, wenn sich der Krebs genötigt sieht, sich in sein Haus zurückzuziehen. Andererseits können an den Nesselbatterien auch aufgewirbelte Nahrungspartikel haften bleiben, die beim Zurückrollen der Spiralzooide in Reichweite der Nährpolypen gebracht werden.

Der vorliegende Film soll die vier Polypenformen und die wichtigsten Komponenten ihres Verhaltensinventars vorstellen. Aufnahmeobjekte waren Fragmente von Wildstöcken und junge, vom Ei aufgezoogene Primärkolonien, die noch keine geschlossene Stolonenplatte entfaltet hatten. Die Aufnahmen wurden in der Biologischen Anstalt Helgoland mit Gerätschaften des Instituts für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, durchgeführt. Die Optik hatte sich wechselnden Aufnahmebedingungen anzupassen und umfaßte Tessovar, Mikroskop mit Luminaren, Tauchobjektiven nach HEUNERT, Phasenkontrast und Interferenzkontrast nach NOMARSKI.

Filmbeschreibung¹

Übersicht über Wildstöcke

24 B/s

1. In einer ersten Übersicht wird ein junger Einsiedlerkrebs (*Eupagurus bernhardus*) in seinem Gehäuse (*Buccinum*-Schale) mit *Hydractinia*-Bewuchs gezeigt. Das Bild der die Schneckenschale vollständig überziehenden Kolonie wird von den langen, tentakeltragenden Nährpolypen beherrscht.

Bildfeldbreite 18 mm

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

2. Ausschnitt aus einer weiblichen Kolonie, erkenntlich an den rötlichen kugelförmigen Gebilden. Es sind dies die an den Geschlechtspolypen sitzenden Gonophore, durch deren transparente Wand die Carotinoidreichen Oocyten durchschimmern und dem ganzen Stock makroskopisch eine rötliche Färbung verleihen.

Bildfeldbreite 9,5 mm

3. Ausschnitt aus einem männlichen Stock. Zwischen den Stacheln der gelb-braunen Hydrorhiza stehen Geschlechtspolypen, deren reife, milchig-weiße Gonophore zum weiblichen Gesamtbild der Kolonie beitragen.

Bildfeldbreite 6,1 mm

Die Polypenformen im Einzelnen

Spiralzooid

24 B/s

4.—5. Demonstriert wird das Ausschlagen der Spiralzooid und deren Wiedereinrollen nach mechanischer Reizung der Hydrorhiza mittels einer Nadel. Der Reiz wird hier jeweils nur mit einem einmaligen Ausschlagen beantwortet und mußte relativ stark gesetzt werden, weil die Reaktion rasch „ermüdet“ und die Tiere bei der Montage des Präparates (Schalenfragment vom oberen Mündungsrand) bereits starken Reizen ausgesetzt waren.

Bildfeldbreite 6 mm

Gonozooid (Blastostyle)

männlich

weiblich

24 B/s

1 B/s und 30 B/min

6. Männliches Gonozooid neben einem Nährpolypen. Die Gonophore entstehen unterhalb des Halses und werden, während die Geschlechtsprodukte heranreifen, basalwärts bis zur Stielregion verfrachtet. Von apikal nach basal sind Gonophore zunehmenden Reifegrades spiralig um die Polypenachse gruppiert. Die jungen Gonophore sind noch transparent und lassen den zentralen, entodermalen Spadix durchschimmern. Reife, mit Spermien gefüllte Gonophore sind milchig-weiß. Sie platzen nach dem morgendlichen Lichteinfall.

Bildfeldbreite 3 mm; Aufn.-Freq. 1 B/s

7. Junges Gonophor. Zwischen dem äußeren Epithel und dem zentralen zapfen- bis ballon-förmigen Spadix die homogen erscheinende Masse

von Spermatozyten. Der Spadix zeigt eine Folge von Kontraktion und Expansion, in dessen Verlauf das Spadixlumen von Gastralflüssigkeit entleert und wieder aufgefüllt wird. Die Kontraktionsrhythmik des Spadix läuft in Gegenphase zur Kontraktionsrhythmik des Polypen. Möglicherweise sind die An- und Abschwellungen des Spadix rein passiver Art und vom hydrodynamischen Druck im Gastralraum des Polypen bestimmt. Bildfeldbreite 250 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 24 B/s

8. Reifes Gonophor; mit Sperma gefüllt. Der Spadix ist zu einem orange-farbenen, mit Exkretionsprodukten beladenen Gebilde reduziert und wird nach dem Platzen des Gonophors abgestoßen.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko

9.—11. Weibliche Gonozooide. Im Detail werden Gonophore verschiedenen Reifegrades gezeigt. Auffallend der große Oocytenkern mit dem riesigen Nucleolus. Die Meiosis kommt erst kurz vor dem Abläichen in Gang.

Bildfeldbreiten 3,5 mm, 1,2 mm und 490 μm

12. Wandernde Oocyten. Die Gonocyten entstehen nicht im Gonophor, sondern im Entoderm des Polypen. Sie sind Derivate von I-Zellen, die in der Gonophorenknospungs-Region vom Ektoderm ins Entoderm überwechseln. Die Gonien gelangen, teils passiv verfrachtet, teils aktiv wandernd, in die Gonophorenknospe. Demonstriert wird das aktive Wandern von Nachzüglern, die ein Gonophor zu erreichen versuchen.

Bildfeldbreite 160 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 30 B/min

Tentaculozooid

24 B/s

13. Bewegungsweise der mundlosen, zu einem langen, mit Cniden besetzten Fangfaden ausgezogenen Polypen. Nach dem Fang einer *Artemia*-Nauplie wird die Angelschnur verkürzt und abwärts gebogen und die Beute so in die Reichweite von Nährpolypen gebracht.

Bildfeldbreite 9,5 mm

Gastrozooid

24 B/s

2 B/s bis 30 B/min

14. Stock-Übersicht. Beutefang (*Artemia*-Nauplien). Anstoßende Nauplien lösen individuelle Flexionen der Polypen aus (Aktivierung des lokalen Erregungsleitenden Systems?). Zweimal läuft eine rasche Kontraktionswelle über die Kolonie, die alle Polypen erfaßt (Aktivierung des Durchleitesystems?).

Bildfeldbreite 9,7 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

15. Hier nur lokale, individuelle Flexionen.

Bildfeldbreite 6,1 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

16. Zwei junge, aus metamorphosierten Planularlarven hervorgegangene Primärpolypen streiten sich um die Beute.

Bildfeldbreite 3 mm; Aufn.-Freq. 1 B/s

17.—18. Junge, am Deckglasrand festgewachsene Primärpolypen beim Fangen und Verschlingen ihrer Beute.

Bildfeldbreiten 3 und 1,2 mm; Aufn.-Freq. 8 B/s und 2 B/s

19. Mundöffnung von oben. Beachte die Falten des Entoderms, die hier im Hypostombereich eine tetramere Architektur etablieren.

Bildfeldbreite 250 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

20. Tentakel eines jungen Nährpolypen mit Batterien von Nesselzellen.

Bildfeldbreite 160 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 30 B/min

21.—22. Explosion von Nesselkapseln (Stenotele) im Tentakel eines adulten Nährpolypen, ausgelöst durch 0,6%ige Essigsäure.

Bildfeldbreite 160 μm ; Phasenkontrast (Phako); Aufn.-Freq. 24 B/s

Nahrungstransport in den Stolonen

24 B/s

1 B/s und 4 B/min

Die nachfolgenden Einstellungen zeigen junge Stöcke, deren zentraler Polyp aus der Larve hervorging und zwischenzeitlich einige Stolone aus-sprossen ließ. Die Stolone haben vereinzelt Anastomosen gebildet und Sekundärpolypen knospen lassen. Die Transparenz der nur mit einem dünnen Peridermhäutchen umhüllten Stolone läßt die Pulsationen der das Stololumen auskleidenden Entodermschicht erkennen und den Nahrungsstrom sichtbar werden.

22. Drei junge Stöcke. In den Hydranthen setzen die peristaltischen Wellen unterhalb des Hypostoms ein und laufen zur Basis hin. Die Periodenlänge eines Kontraktionszyklus beträgt 80—90 s (bei 16°C). Die Pulsationsrhythmen der Hydranthen und der Stolone laufen in kleinen Stöcken, so auch hier, weitgehend synchron und sind vermutlich hydraulisch gekoppelt.

Bildfeldbreite 1,9 mm; Wechsel der Aufn.-Freq. von 4 B/min auf 1 B/s

23. Stoloausschnitt, Kontraktionszyklus. Deutlich sind das An- und Abschwellen des Stololumens und die Richtung des Flüssigkeitsstroms zu sehen. Die Periodenlänge beträgt hier 35 s.

Bildfeldbreite 250 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

24. Stoloausschnitt mit pulsierendem Entoderm und wandernden Cnidocyten im Ektoderm. Das Entoderm, kenntlich an den orangefarbenen Zelleneinschlüssen, scheint allein die Kontraktion zu bewerkstelligen. Im hellen Ektoderm bewegen sich Cnidocyten durch die Interstitialräume. Die Hydrorrhiza ist ihr Produktionsort. Von hier dringen sie in die Polypen ein.

Bildfeldbreite 120 μm ; Aufn.-Freq. 4 B/min

Literatur und Filmveröffentlichung

- [1] CAZAUX, C.: Facteurs de la morphogénèse chez un Hydraire polymorphe, *Hydractinia echinata* Flem. Comptes Rend. Acad. Sci. (Paris) **247** (1958), 2195—2197.
 - [2] HAUENSCHILD, C.: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen über Intersexualität und Gewebeverträglichkeit bei *Hydractinia echinata*. Wilhelm Roux' Archiv **147** (1954), 1—41.
 - [3] JOSEPHSON, R. K.: Colonial responses of hydroid polyps. J. Exp. Biol. **38** (1961), 559—577.
 - [4] MACKIE, G. O.: Coordinated behavior in hydrozoan colonies. In: Animal colonies (ed. BOARDMAN, CHEETHAM, and OLIVER), Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pa., 1973, 95—106.
 - [5] MÜLLER, W. A.: Untersuchungen zur Stockdifferenzierung von *Hydractinia echinata*. Zool. Jb. Physiol. **69** (1961), 317—324.
 - [6] MÜLLER, W. A.: Experimentelle Untersuchungen über Stockentwicklung, Polypendifferenzierung und Sexualchimären bei *Hydractinia echinata*. Wilhelm Roux' Archiv **155** (1964), 181—268.
 - [7] MÜLLER, W. A.: Auslösung der Metamorphose durch Bakterien bei den Larven von *Hydractinia echinata*. Zool. Jb. Anat. **86** (1969), 84—95.
 - [8] MÜLLER, W. A.: Determination der Geschlechtspolypen von *Hydractinia echinata*. Eine biologische und chemische Analyse. Wilhelm Roux' Archiv **164** (1969), 37—47.
 - [9] MÜLLER, W. A.: Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. I. Der bakterielle Induktor. Wilhelm Roux' Archiv **173** (1973), 107—121.
 - [10] MÜLLER, W. A., und G. BUCHAL: Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. II. Induktion durch monovalente Kationen. Wilhelm Roux' Archiv **173** (1973), 122—135.
 - [11] STOKES, D. R.: Physiological and structural polymorphism in a hydroid. Amer. Zool. **13** (1973), 1298—1299.
-
- [12] MÜLLER, W. A.: *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) — Embryonalentwicklung, Metamorphose. Film E 2080 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1975.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W. A. MÜLLER, Zoologisches Institut der TU, 3300 Braunschweig, Pockelsstraße 10a.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1974 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm 16 mm, farbig, 107 m, 10 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1973. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Technischen Universität Braunschweig, Dr. W. A. MÜLLER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme: H. H. HEUNERT.

Inhalt des Films

Das marine, stockbildende Hydrozoon *Hydractinia echinata* bewächst als Symbiont Einsiedler-bewohnte Schneckenschalen und bildet vier verschiedene Polypenformen aus: Gastrozooiden, Gonozooiden, Spiralozooiden und Tentaculozooiden. Diese Polypenformen und ihre wichtigsten Reaktionsweisen werden demonstriert. Die zu unselbständigen „Organen“ des Stockes gewordenen Polypen sind durch ein entodermales Kanalsystem verbunden, das der Stoffverteilung dient. Peristaltische Pulsationen der Polypen und der stolonialen Entodermkanäle bewerkstelligen den Flüssigkeits- und Nahrungstransport.

Summary of the Film

The colony of the marine hydroid *Hydractinia echinata* grows symbiotically on shells of hermit crabs. It develops four types of hydranths: gastrozooids, gonozooids, spiralozooids, tentaculozooids. These polyps and their main behavioural reactions are demonstrated. The hydranths represent "organs" of a suprapersonal individual, that is the whole colony, and are interconnected by a system of endodermal channels through which fluid and food are distributed. Pulsations of the hydranths and of the stolonial endodermal tubes provide forces for the transport.

Résumé du Film

L'hydrozoaire marin *Hydractinia echinata*, qui forme des pieds, croît comme symbiote sur des coquilles d'escargot habitées par des bernards-hermite, constituant quatre formes de polypes: gastrozoïdes, gonozoïdes, spiralozoïdes et tentaculozoïdes. Ces formes de polypes et leurs principaux modes de réaction sont démontrés. Les polypes, devenus des «organes» dépendants du pied, sont reliés par un système endodermique de canaux, qui sert à la répartition des substances. Les pulsations péristaltiques des polypes et des canaux stoloniaux assurent le transport du liquide et de la nourriture.